# Über den Einfluß von Gibberellin auf die photoperiodisch bedingten Blühvorgänge bei *Bryophyllum*

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

Vorgelegt von
JÜRGEN PENNER
aus Danzig

Göttingen 1959

D 7

Referent: Prof. Dr. R. Harder

Korreferent: Prof. Dr. A. Pirson

Tag der mündlichen Prüfung: 20. November 1959

Sonderdruck aus Planta Bd. 55 Heft 5 1960

Planta 55, 542—572 (1960)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen

# ÜBER DEN EINFLUSS VON GIBBERELLIN AUF DIE PHOTOPERIODISCH BEDINGTEN BLÜHVORGÄNGE BEI *BRYOPHYLLUM**

Von

JÜRGEN PENNER

Mit 7 Textabbildungen

*(Eingegangen am 26. Juli 1960)*

UNIV BIBLIOTHEEK LEIDEN

* Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen.

Seitdem in den letzten Jahren die Gibberelline das Interesse der Botaniker in zunehmendem Maße gefunden haben, ist eine größere Zahl von Arbeiten erschienen, die über den Einfluß dieser Wirkstoffe auf Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge der Pflanzen berichten. Übersichtliche Zusammenstellungen und Referate aller einschlägigen Arbeiten, soweit sie bis zum Jahre 1958 erschienen sind, finden sich bei STODOLA (1958). Die neueste zusammenfassende Darstellung stammt von STOWE und YAMAKI (1959).

Neben einer Reihe anderer Wirkungen haben die Gibberelline auch Einfluß auf *photoperiodisch* bedingte Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge der Pflanze. So konnte bei vielen Langtagpflanzen nachgewiesen werden, daß sie im dauernden Kurztag blühen, wenn sie mit Gibberellin behandelt werden, obwohl für sie normalerweise zur Blütenbildung eine Langtagbehandlung unerläßlich ist (BÜNSOW u. HARDER 1956b, 1957; LANG 1956a, 1956b, 1957; LONA 1956; WITTWER u. BUKOVAC 1957a, 1957b). Bei Kurztagpflanzen dagegen konnte durch Gibberellinbehandlung im Langtag niemals Blütenbildung ausgelöst werden (LANG 1956b, 1957; WITTWER u. BUKOVAC 1957a, 1957b). HARDER u. BÜNSOW (1956, 1957, 1958) fanden sogar, daß Gibberellin bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*, die im Kurztag induziert worden war, die Blütenbildung schwächt. Inzwischen ist für eine Reihe weiterer Langtagpflanzen bestätigt worden, daß sie im Kurztag nach Gibberellinbehandlung Blüten ausbilden, wogegen bei Kurztagpflanzen durch Gibberellinbehandlung im Langtag niemals Blütenbildung ausgelöst werden konnte. Das Gibberellin kann demnach in vielen Fällen eine Langtagwirkung ersetzen, wogegen eine dem Kurztag entsprechende Wirkung auf die Blütenanlegung bisher nicht bekannt geworden ist.

Neben den ausgesprochenen Langtag- und Kurztagpflanzen gibt es eine kleine Gruppe von Arten, die normalerweise nur dann Blüten ausbilden, wenn sie zuerst einer Mindestzahl von Langtagen und anschließend einer Mindestzahl von Kurztagen ausgesetzt waren; im dauernden

Kurztag oder im dauernden Langtag und nach einem Wechsel Kurztag → Langtag bleiben sie vegetativ. Man bezeichnet solche Arten als Lang-Kurztagpflanzen. Zu ihnen gehören auch *Bryophyllum daigremontianum* (R. Hamet et Perrier) Berger (Resende 1953), *Br. crenatum* Bak. (Dostal 1950a) und *Br. tubiflorum* Harv. (= *Br. verticillatum* Scott-Elliot) (Dostal 1950b). Diese Pflanzen schienen besonders geeignet, die Regel von der Langtagwirkung der Gibberelline zu überprüfen und näheren Einblick in deren Wirkungsweise zu erhalten. An den beiden ersten Arten hatten bereits Bünsow und Harder (1956a) zeigen können, daß sie mit Gibberellin sogar in dauerndem Kurztag blühen. Entsprechende Versuche im Langtag hatten aber keine positiven Resultate gezeitigt. Als Fortsetzung dieser Untersuchungen wurden von mir in den Jahren 1957 und 1958 weitere Versuche unternommen, von denen die wichtigsten nachstehend wiedergegeben sind.

## Material und Methode

Die zu den Versuchen verwendeten Pflanzen wurden aus Brutknospen von Exemplaren des Botanischen Gartens in Göttingen herangezogen. Dadurch stand ein sehr gleichmäßiges Pflanzenmaterial zur Verfügung. Die Anzucht der Pflanzen und die Durchführung der Versuche erfolgten in Gewächshäusern. Sätze gleich alter Versuchspflanzen wurden vom Pikieren an (teilweise schon vom Auslegen der Brutknospen an) unter strengen Kurztag- bzw. Langtagbedingungen aufgezogen. Während der Kurztage wurden die Pflanzen von 7 bis 16 Uhr dem natürlichen Tageslicht ausgesetzt. Als Langtag war in den Monaten Juni und Juli die natürliche Tageslänge wirksam, von August bis Mai wurde von 0 bis 2 Uhr Störlicht von einigen hundert Lux gegeben. Versuchspflanzen, die ständig in einer der beiden Tageslängen wuchsen, blieben ohne Ausnahme vegetativ.

Während *Br. crenatum* und *Br. tubiflorum* schon nach wenigen Monaten blühreif sind, d.h. auf den Wechsel Langtag → Kurztag mit Blütenbildung reagieren, geschieht das bei *Br. daigremontianum* erst im zweiten Jahr. Daher wurden bei dieser Art auch mit nichtblühreifen Exemplaren Versuche durchgeführt.

Für die Versuche wurde anfangs ein Gemisch aus Gibberellinsäure und Gibberellin $A_1$, später reine Gibberellinsäure verwendet, doch wurden keine Unterschiede in der Wirkung festgestellt. Die erforderliche Gibberellinmenge wurde in wenigen Tropfen Äthanol gelöst und mit Aqua bidest. bis zur erforderlichen Konzentration verdünnt. Sollte die Lösung auf die Blätter oder auf den Vegetationspunkt getropft werden, wurde das Netzmittel Erkantol der Farbenfabriken Bayer, Leverkusen, zugesetzt. Die Kontrollpflanzen wurden mit Aqua bidest., dem die gleiche Menge Alkohol und Erkantol zugesetzt worden war, behandelt. Die Lösungen wurden entweder aus einer Pipette auf die Blätter oder den Vegetationspunkt getropft oder in die Unterseite der Blätter in die Nähe der Mittelrippe injiziert. Ein Tropfen Gibberellinlösung enthielt rund 0,025 $cm^3$.

Die statistische Beurteilung der Ergebnisse wurde nach Pätau (1943) vorgenommen.

Folgende *Abkürzungen* werden verwendet: LT = Langtag; KT = Kurztag; LT-Exemplare = Pflanzen, die bis zum Versuchsbeginn unter Langtagbedingungen aufgezogen worden waren; KT-Exemplare = Pflanzen, die bis zum Versuchsbeginn im Kurztag herangezogen worden waren; *Br.* = *Bryophyllum;* Gibb. = Gibberellin.

*A. Versuche mit voll beblätterten Pflanzen*

**I. Versuche mit blühreifen Pflanzen.** *Versuch 1.* Blütenbildung bei KT- und LT-Exemplaren von *Br. crenatum* und *Br. tubiflorum* in Abhängigkeit von Dauer und Stärke der Gibb.-Behandlung im KT.

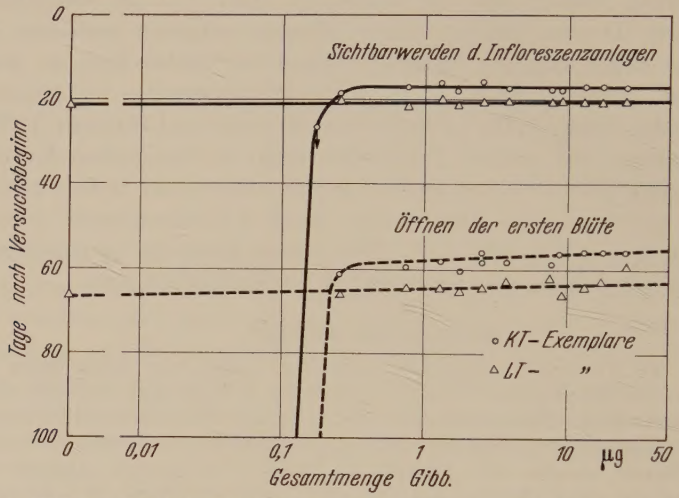


Abb. 1. Wirkung der Gibberellin-Menge auf die Zeit bis zum Sichtbarwerden der Infloreszenzanlage und bis zum Öffnen der ersten Blüte bei Langtag- und bei Kurztagexemplaren von *Bryophyllum crenatum* im Kurztag

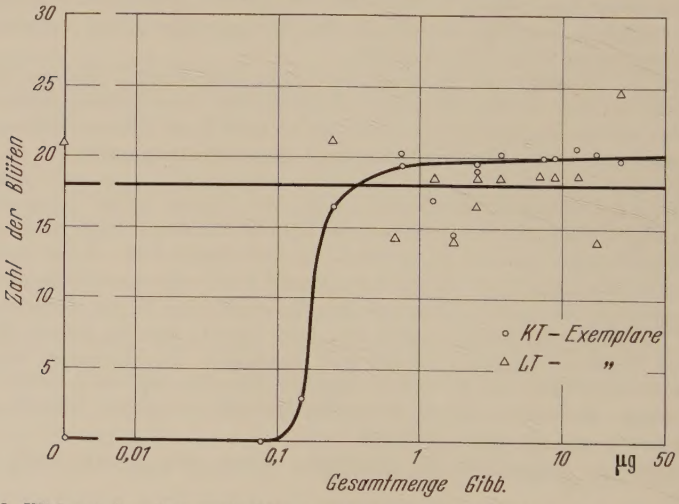


Abb. 2. Wirkung der Gibberellin-Menge auf die Anzahl der Blüten bei Langtag- und bei Kurztagexemplaren von *Bryophyllum crenatum* im Kurztag

KT- und LT-Exemplare von *Br. crenatum* und KT-Exemplare von *Br. tubiflorum*, alle 7 Monate alt, wurden in Gruppen von je drei bzw.

zehn Pflanzen unter KT-Bedingungen mit Gibb. behandelt. Das Gibb. wurde in Lösungen von 10 bis 100 mg/l an ein bis zehn aufeinanderfolgenden Tagen auf die Vegetationspunkte getropft. Die Pflanzen blieben während des ganzen Versuches im KT.

Die LT-Exemplare von *Br. crenatum* waren mit 7 Monaten schon blühreif und bildeten auch ohne Gibb. normale Blütenstände aus. Der durch das Umstellen in den KT bewirkte Blühimpuls wurde durch Gibb. nicht beeinflußt oder nur relativ wenig gesteigert, in keinem Fall gehemmt (Abb. 1 und 2).

Die KT-Exemplare von *Br. crenatum* ohne Gibb. zeigten den typischen KT-Habitus mit stark gestauchten Internodien, und die unbehandelten Pflanzen blieben ohne Ausnahme vegetativ. Bei den mit Gibb. behandelten KT-Exemplaren erfolgte dagegen schon wenige Tage nach Versuchsbeginn eine starke Streckung der obersten Internodien, und bald darauf wurden Inflorescenzanlagen sichtbar, die sich alle zu normalen Blütenständen entwickelten. Doch erfolgte die Blütenbildung durch 0,25 bis 25,0 $\mu$ g Gibb. je Pflanze weitgehend unabhängig von der Gibb.-Menge und von der Dauer der Behandlung.

Tabelle 1. *Wirkung der Gibb.-Menge auf die Blütenbildung im KT bei KT-Exemplaren von Br. crenatum*

| Gesamtmenge Gibb. je Pflanze $\mu$g | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage Tage | Öffnen der ersten Blüte Tage | Zahl der Blüten je Pflanze |
|---|---|---|---|
| 0 | $\infty$ | | 0 |
| 0,075 | $\infty$ | | 0 |
| 0,15 | $> 25{,}0$ | $\infty$ | wenige Knospen |
| 0,75 | 18,0 | 63,0 | 19,5 |

Die Gibb.-Mindestmenge, die gerade noch Blütenbildung auslöst, konnte durch einen Ergänzungsversuch mit 4 Gruppen zu je 4 KT-Exemplaren ermittelt werden. Die Pflanzen erhielten an drei aufeinanderfolgenden Tagen je einen Tropfen Gibb.-Lösung mit 1 bis 10 mg/l (Tabelle 1). Mit 0,75 $\mu$g bildeten alle Pflanzen normale Blütenstände aus. Mit 0,15 $\mu$g blieb eine Pflanze vegetativ; die anderen streckten sich nur schwach und entwickelten dann sehr stark verlaubte Blütenstände mit wenigen Blütenknospen, die zudem nicht heranwuchsen, sondern vertrockneten und abfielen, worauf die Inflorescenzen vegetativ weiterwuchsen (Abb. 3). Mit 0,075 $\mu$g und ohne Gibb. blieben alle Pflanzen vegetativ.

Die KT-Exemplare von *Br. tubiflorum* haben nicht so kurze Internodien wie die KT-Exemplare von *Br. crenatum*, sondern unterscheiden sich darin kaum von den LT-Exemplaren. Dementsprechend war auch die Streckung ihrer Internodien durch die Gibb.-Behandlung nicht so ausgeprägt wie bei *Br. crenatum*. Die Blütenbildung war aber je nach der Gibb.-Menge recht unterschiedlich und reichte von einer einfachen Enthemmung der Seitenachsen ohne Blütenanlegung über verlaubte Inflorescenzen mit wenigen Blüten bis zu normalen Blütenständen

(Tabelle 2 und Abb. 4). Bemerkenswert ist, daß auch bei einer Gabe von 92,5 $\mu$g Gibb. keine nachteilige Wirkung beobachtet werden konnte.

Abb. 3. Kurztagexemplar von *Bryophyllum crenatum*, im Kurztag mit 0,15 $\mu$g Gibberellin behandelt. Die Pflanze bildete eine stark verlaubte Inflorescenz mit wenigen Blütenknospen, die bald vertrockneten, und wuchs dann vegetativ weiter. Phot. 3,5 Monate nach Versuchsbeginn

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei blühreifen LT-Exemplaren, die schon durch das Umstellen aus dem LT in den KT einen Blühimpuls erhalten, sich eine gleichzeitige Behandlung mit Gibb. auf die Blütenbildung nicht oder nur durch eine geringe Förderung bemerkbar macht. Bei KT-Exemplaren dagegen, die ja ohne Gibb. niemals blühen, löst das Gibb. einen Blühimpuls aus, dessen Stärke innerhalb gewisser Grenzen mit steigender Gibb.-Menge zunimmt. Dadurch entstehen mehr oder weniger verlaubte oder gar vegetative Inflorescenzen als Übergänge zwischen rein vegetativen Pflanzen und solchen mit voll ausgebildeten Blütenständen. Die gleichen Übergangsformen können wie bei *Kalanchoë* (z. B. HARDER, v. WITSCH u. BODE 1942) auch bei *Bryophyllum* durch eine geeignete Dosierung der photoperiodischen Induktion hervorgerufen werden. Unterhalb einer artspezifischen Mindestmenge zeigt das Gibb. keine Wirkung. Oberhalb einer optimalen Gabe läßt sich keine weitere Steigerung der Blütenbildung erreichen, wobei auch größere Gibb.-Mengen nicht nachteilig wirken.

Tabelle 2. *Wirkung der Gibb.-Menge auf die Blütenbildung im KT bei KT-Exemplaren von Br. tubiflorum*

| Gibb.-Konzentration mg/l | Zahl der Tropfen | Gesamtmenge an Gibb. je Pflanze $\mu$g | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage Tage | Zahl der Blüten je Pflanze |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 37 | 0 | $\infty$ | 0 |
| 100 | 1 | 2,5 | 51 bis $\infty$ | 0 |
| | 2 | 5,0 | 47 bis $\infty$ | 0 |
| | 5 | 12,5 | 38 bis $\infty$ | 14,0 |
| | 10 | 25,0 | 45,0 | 16,0 |
| | 37 | 92,5 | 44,3 | 43,7 |

*Versuch 2.* Blütenbildung bei LT-Exemplaren von *Br. crenatum* mit und ohne Gibb. in Abhängigkeit von der Zahl der Kurztage.

Wie in Versuch 1 gezeigt werden konnte, beeinflußt Gibb. die Blütenbildung der LT-Exemplare von *Br. crenatum* im KT nur unwesentlich,

weil die Pflanzen durch den Wechsel LT → KT schon einen nahezu maximalen Blühimpuls erhalten. Im folgenden Versuch sollte daher untersucht werden, wie das Gibb. auf die Blütenbildung von LT-Exemplaren von *Br. crenatum* wirkt, die durch abgestufte Kurztageinwirkung submaximale Blühimpulse erhalten hatten.

Die Gruppen kamen 0 bis 20 Tage lang in den Kurztag und danach zurück in den Langtag, wo sie bis zum Ende des Versuches blieben. Jeweils 5 Pflanzen jeder Gruppe erhielten vom Beginn des Versuches an

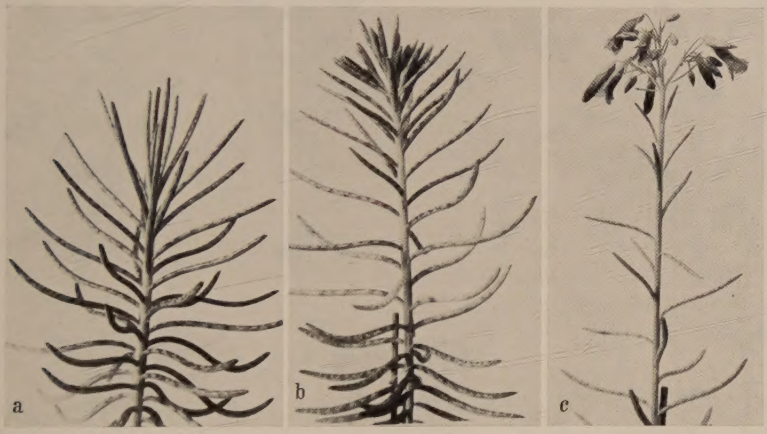


Abb. 4. Blütenbildung bei Kurztagexemplaren von *Bryophyllum tubiflorum* nach Gibberellin-Behandlung im Kurztag. Pflanze a: ohne Gibberellin, vegetativ; b: mit 2,5 µg Gibberellin, vegetative Inflorescenz; c: mit 25 µg Gibberellin, normale Inflorescenz

10 Tage lang täglich einen Tropfen Gibb.-Lösung auf den Vegetationspunkt. Insgesamt hatte dann jede dieser Pflanzen 15 µg Gibb. erhalten. Die restlichen 5 Pflanzen jeder Gruppe erhielten während der gleichen Zeit Kontrollösung.

Es entwickelten sich je nach der Zahl der Kurztage und der Gibb.-Behandlung verschieden gut ausgebildete Blütenstände. Wie in Versuch 1 traten dabei sowohl in den Gruppen mit als auch ohne Gibb. Übergänge zwischen rein vegetativen Pflanzen ohne Inflorescenzen und Pflanzen mit voll entwickelten Inflorescenzen auf.

Für die Bildung von Mittelwerten erhielten die verschiedenen Ausbildungsgrade der Inflorescenzen folgende Zahlenwerte:

Pflanzen unverändert vegetativ (Abb. 5a) . . . . . = 0
Seitenachsen unvollständig enthemmt (kürzer als die Hauptachse), keine Blüten (Abb. 5b) . . . . . = 1
Seitenachsen vollständig enthemmt (so lang wie die Hauptachse), keine Blüten (Abb. 5c) . . . . . = 2
Seitenachsen vollständig enthemmt, aber Hauptachse gehemmt (kürzer als die Seitenachsen), keine Blüten (Abb. 5d) . . . . . = 3
Wenige Blüten ausgebildet, Brakteen verlaubt (Abb. 5e) . . . . . = 4

Blütenstand normal entwickelt (Abb. 5f) . . . . . = 5
Mit zusätzlichen Blütenständen aus den Achseln der obersten Laubblätter (Abb. 5g) . . . . . = 6

Die Formen der Blütenstände, die durch Gibb.-Behandlung hervorgerufen waren, unterschieden sich kaum von den photoperiodisch ent-

Abb. 5. Blütenstandsformen bei Langtagexemplaren von *Bryophyllum crenatum* in Abhängigkeit von der Stärke der photoperiodischen Induktion. Die Pflanzen a bis g erhielten 0, 2, 3, 6, 9, 15 und 20 Kurztage

standenen, doch traten sie häufig schon nach weniger Kurztagen auf (Tabelle 3). Am ausgeprägtesten waren die Unterschiede zwischen den Pflanzen mit und ohne Gibb. in der Gruppe mit 6 Kurztagen, bei denen die Induktion durch den KT und dementsprechend die Blütenbildung ohne Gibb. noch relativ schwach war. Mit zunehmender Zahl von Kurztagen wurde die Förderung der Blütenbildung durch Gibb. immer geringer. So machte sich bei einer optimalen photoperiodischen Induktion (20 Kurztage) die Gibb.-Behandlung nur noch undeutlich in einer etwas kürzeren Zeit bis zum Öffnen der ersten Blüte bemerkbar. Ohne Gibb. wurde

Tabelle 3. *Blütenbildung bei LT-Exemplaren von Br. crenatum in Abhängigkeit von der Zahl der Kurztage mit und ohne Gibb.*

| Anzahl der Kurztage | Gibb.-Behandlung | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage Tage | Öffnen der ersten Blüte Tage | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|
| 0 | ohne | ∞ | | 0 | 0 |
| | mit | ∞ | | 0 | 0 |
| 2 | ohne | 27 bis ∞ | ∞ | 0 | 1,2 |
| | mit | 20,4 | ∞ | 0 | 1,6 |
| 3 | ohne | 23,4 | ∞ | 0 | 2,4 |
| | mit | 20,3 | ∞ | 0 | 2,2 |
| 6 | ohne | 20,0 | ∞ | 0 | 3,0 |
| | mit | 18,0 | 60,5 | 18,0 | 4,0 |
| 9 | ohne | 18,8 | 68,4 | 20,2 | 4,0 |
| | mit | 16,2 | 58,6 | 30,4 | 5,4 |
| 12 | ohne | 18,4 | 64,2 | 22,4 | 4,0 |
| | mit | 17,6 | 59,4 | 28,0 | 5,6 |
| 15 | ohne | 16,8 | 65,0 | 28,2 | 5,6 |
| | mit | 15,2 | 58,8 | 28,2 | 5,8 |
| 20 | ohne | 17,6 | 63,0 | 25,4 | 5,4 |
| | mit | 17,8 | 58,8 | 28,2 | 5,6 |

maximale Blütenbildung erst durch 15 Kurztage, mit Gibb. schon durch 9 Kurztage erreicht. Bemerkenswert an diesem Ergebnis ist, daß das Gibb., von dem bisher nur eine dem LT entsprechende Wirkung bekannt war, auch die Wirkung des Kurztages „ersetzen" konnte. Allerdings war das nur in begrenztem Umfang möglich, wogegen das Gibb. den Langtag weit vollkommener ersetzen kann.

*Versuch 3.* Blütenbildung bei LT- und KT-Exemplaren von *Br. crenatum* mit und ohne Gibb. in Abhängigkeit von der Tageslänge.

Im Anschluß an Versuch 2 interessierte besonders die Gibb.-Wirkung im Bereich derjenigen Tageslänge, die bei den LT-Exemplaren gerade noch Blütenbildung auslöst. Hier war eine Hemmung der Blütenbildung zu erwarten, hatte das Gibb. bei *Kalanchoë* doch wie eine „Verlängerung" der Lichtzeit gewirkt (Harder und Bünsow 1958, Bünsow und v. Bredow 1958).

Dazu wurden 8 Monate alte LT- und KT-Exemplare in Gruppen zu 9 Pflanzen aufgeteilt und erhielten dann 28 Tage lang täglich 5,5 bis 13 Std Licht. In den Gruppen der LT-Exemplare erhielten jeweils 4, bei den KT-Exemplaren jeweils 7 Pflanzen 5mal (jeden 2. Tag) einen Tropfen Gibb.-Lösung (100 mg/l), also insgesamt 12,5 $\mu$g Gibb. je Pflanze. 28 Tage nach Versuchsbeginn kamen alle LT- und die mit Gibb. behandelten KT-Exemplare in den LT, die Kontrollpflanzen der KT-Exem-

Tabelle 4. *Wirkung des Gibb. auf LT- und KT-Exemplare von Br. crenatum bei photoperiodischer Induktion mit verschiedenen täglichen Lichtzeiten*

| Tägliche Lichtzeit Stunden | Gibb.-Behandlung | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage Tage | Öffnen der ersten Blüte Tage | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|
| | | LT-Exemplare | | | |
| 10,0 | ohne | 17,0 | 64,8 | 20,8 | 5,0 |
| | mit | 17,3 | 62,8 | 23,0 | 5,0 |
| 11,0 | ohne | 17,8 | 64,8 | 20,0 | 5,0 |
| | mit | 17,5 | 62,3 | 22,8 | 5,0 |
| 12,0 | ohne | 18,6 | 66,6 | 22,0 | 5,0 |
| | mit | 17,5 | 63,8 | 31,5 | 5,0 |
| 12,5 | ohne | 24,4 | 78,0 | 20,6 | 5,0 |
| | mit | 19,3 | 69,0 | 25,8 | 5,0 |
| 13,0 | ohne | ∞ | | 0 | 0 |
| | mit | 32,5 | ∞ | 0[1] | 2,5 |
| | | KT-Exemplare | | | |
| 10,0 | ohne | ∞ | | 0 | 0 |
| | mit | 16,4 | 60,5 | 15,3 | 5,0 |
| 11,0 | ohne | ∞ | | 0 | 0 |
| | mit | 17,3 | 60,4 | 17,1 | 5,0 |
| 12,0 | ohne | ∞ | | 0 | 0 |
| | mit | 22,6 | 67,6 | 14,0 | 5,0 |
| 12,5 | ohne | ∞ | | 0[2] | 0[2] |
| | mit | 27 bis ∞ | ∞ | 0 | 0,5 |
| 13,0 | ohne | ∞ | | 0[2] | 0[2] |
| | mit | 38 bis ∞ | ∞ | 0 | 0,8 |

[1] Wenige Knospen angelegt, nicht zu Blüten entwickelt.
[2] Nach dem Zurückstellen in den KT normale Blütenstände ausgebildet.

plare in den KT. In Tabelle 4 sind nur die Gruppen von 10 bis 13,5 Lichtstunden aufgenommen, da in den Gruppen mit 5,5 bis 10 Std Licht sich keine nennenswerten Unterschiede zeigten.

Die Blütenbildung der LT-Exemplare wurde durch Gibb. bei Lichtzeiten von 5,5 bis 12 Std nur geringfügig gefördert, denn der photoperiodische Blühimpuls war offensichtlich schon ohne Gibb. annähernd maximal. Dagegen war im Bereich der kritischen Tageslänge (12,5 und 13 Lichtstunden), bei denen der photoperiodische Blühimpuls geringer war, eine deutliche Förderung durch Gibb. festzustellen (Tabelle 4). In der Gruppe mit 13 Lichtstunden hatten alle mit Gibb. behandelten Pflanzen noch vegetative Inflorescenzen ausgebildet, und in einem Fall wurden sogar noch einige Knospen sichtbar, die sich allerdings nicht zu Blüten entwickelten. Dagegen blieben Pflanzen ohne Gibb. vegetativ.

Eine photoperiodische Behandlung mit 13 Lichtstunden hat also bei gleichzeitiger Gibb.-Gabe noch eine schwache KT-Wirkung, ist dagegen ohne Gibb. nicht mehr als KT wirksam. Das Gibb. wirkt also bei *Br. crenatum* durchaus nicht wie eine Verlängerung der Tageslänge.

Bei den KT-Exemplaren wurde durch das Gibb. Blütenbildung ausgelöst, die bei allen Lichtzeiten bis zu 11 Std unabhängig von der Tageslänge verlief. Bei 12 Std Licht war die Blütenbildung schon deutlich schwächer (Tabelle 4). Daß auch bei 12,5 und 13 Std noch einige der mit Gibb. behandelten Pflanzen vegetative Inflorescenzen ausbildeten, dürfte nicht auf eine Kurztagwirkung dieser Tageslängen zurückzuführen sein, sondern darauf, daß die Pflanzen unmittelbar nach dem Umstellen aus dem KT in den 12,5- bzw. 13 Std-Tag mit Gibb. behandelt wurden, und daß der KT noch in der neuen Tageslänge nachgewirkt hat. Daß der KT noch kurzzeitig im LT nachwirken und dann bei Gibb.-Behandlung zu Blütenbildung führen kann, zeigt Versuch 4. Von den Pflanzen ohne Gibb. wurden in den Gruppen mit 12,5 und 13 Std Licht nach dem Zurückstellen in den KT Blüten ausgebildet. Diese beiden Lichtzeiten müssen also auf die KT-Exemplare schon wie LT gewirkt haben.

Es muß hervorgehoben werden, daß sowohl die KT- als auch die LT-Exemplare, nach dem Aufenthalt im 12,5stündigen Licht in die ursprüngliche Tageslänge zurückversetzt, Blüten bildeten. Da bekanntlich nur der Wechsel LT → KT Blüten hervorruft, müssen die 12,5 Lichtstunden auf die KT-Exemplare wie LT und auf die LT-Exemplare wie KT gewirkt haben.

Das wurde an einem weiteren Versuch überprüft, in dem Gruppen mit 18 LT- bzw. KT-Exemplaren für 28 Tage Lichtzeiten von 12,5 oder 13 Std ausgesetzt wurden, worauf dann ein Teil der Gruppen in die ursprüngliche, der andere Teil in die entgegengesetzte Tageslänge übertragen wurde (Tabelle 5). Die Hälfte der Pflanzen jeder Gruppe erhielt dazu noch 3 Tage nach Versuchsbeginn (nachdem angenommen werden durfte, daß die Nachwirkung der vorangegangenen Tageslänge abgeklungen war) 0,05 $cm^3$ einer Gibb.-Lösung von 100 mg/l injiziert.

Es zeigte sich (Tabelle 5), daß alle LT-Exemplare sowohl ohne als auch mit Gibb. durch das Umstellen in das 12,5stündige Licht einen Blühimpuls erhalten hatten. Das war nur möglich, wenn die 12,5 Lichtstunden wie KT gewirkt hatten. Aber auch die KT-Exemplare zeigten einen Blühimpuls, wenn sie aus dieser Tageslänge in den KT zurückgestellt wurden. Für sie müssen also die 12,5 Lichtstunden schon LT-Wirkung gehabt haben. Demnach wirkte also die gleiche photoperiodische Behandlung mit 12,5 täglichen Lichtstunden auf die LT-Exemplare wie KT und auf die KT-Exemplare wie LT. Außerdem wurde in diesem Versuch auch die fördernde Wirkung des Gibb. im Bereich der kritischen Tageslänge bestätigt (Tabelle 5).

Tabelle 5. *Blütenbildung von KT- und LT-Exemplaren von Br. crenatum im Bereich der kritischen Tageslänge mit und ohne Gibb.*

| Anzucht vor dem Versuch | 1. Teil des Versuches (Lichtstunden) | 2. Teil des Versuches | Gibb.-Behandlung | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|---|
| KT | 12,5 | KT | ohne | 21 bis ∞[1] | 4,7 | 2,8 |
| | | | mit | 17,7[1] | 23,2 | 5,0 |
| KT | 12,5 | LT | ohne | ∞ | 0 | 0 |
| | | | mit | ∞ | 0 | 0 |
| LT | 12,5 | LT | ohne | 31,1 | 0 | 1,8 |
| | | | mit | 23,5 | 4,1 | 2,8 |
| KT | 13,0 | KT | ohne | 21,6[1] | 18,9 | 5,0 |
| | | | mit | 15,6[1] | 23,7 | 5,0 |
| KT | 13,0 | LT | ohne | ∞ | 0 | 0 |
| | | | mit | ∞ | 0 | 0 |
| LT | 13,0 | LT | ohne | ∞ | 0 | 0 |
| | | | mit | ∞ | 0 | 0 |

[1] Vom Zurückstellen in den KT an gerechnet.

Im eindeutigen LT mit 13 und mehr Lichtstunden blieben sowohl LT- als auch KT-Exemplare aller drei *Bryophyllum*-Arten ohne und mit Gibb. stets vegetativ, wenn das Gibb. im LT verabreicht wurde. Das ergaben ausführliche Versuche, die wegen ihres negativen Ausganges nicht näher ausgeführt sind. Nur einmal bildeten 3 von 18 KT-Exemplaren von *Br. crenatum*, die in den LT umgestellt und gleichzeitig mit Gibb. behandelt worden waren, normale Inflorescenzen aus.

*Versuch 4.* Blütenbildung bei KT-Exemplaren von *Br. crenatum*, die wenige Tage vor und nach dem Umstellen in den LT mit Gibb. behandelt wurden.

Um die möglichen Ursachen für das soeben geschilderte abweichende Verhalten der KT-Exemplare von *Br. crenatum* nach Gibb.-Behandlung im LT zu untersuchen, wurden mit 5 bis 13 Monate alten KT-Exemplaren dieser Art Versuche ausgeführt. Sie wurden in Gruppen zu 8 bis 10 Pflanzen aufgeteilt. Allen Pflanzen, mit Ausnahme jeweils einer Kontrollgruppe, wurden 5 $\mu$g Gibb. in die Blätter injiziert. Außerdem wurden die Gruppen vor und nach der Gibb.-Injektion aus dem KT in den LT umgestellt, und zwar so, daß entweder auf die Gibb.-Behandlung vor dem Umstellen noch ein 0 bis 6 Tage langer Aufenthalt im KT folgte, oder daß der Injektion schon ein 0 bis 8tägiger Aufenthalt im LT vorausgegangen war. Die Versuche wurden so durchgeführt, daß entweder alle Pflanzen gleichzeitig injiziert und an verschiedenen Tagen in den LT umgestellt wurden, oder daß die Umstellung am gleichen Tage, die Injektionen an verschiedenen Tagen erfolgten. Die Pflanzen blieben dann bis zum Versuchsende im LT.

Es zeigte sich, daß die Blütenbildung sowohl von der zeitlichen Lage der Gibb.-Injektion zu der Umstellung als auch vom Alter der Versuchspflanzen abhängig war. In Abb. 6 ist der Prozentsatz der Pflanzen mit Inflorescenzen in Abhängigkeit von der Zahl der *Kurz*tage *nach* der Gibb.-Injektion bzw. der *Lang*tage *davor* dargestellt. Alle Pflanzen entwickelten Inflorescenzen, wenn sie nach der Gibb.-Injektion mindestens noch 5 Kurztage erhalten hatten, blieben dagegen stets vegetativ, wenn der Gibb.-Injektion schon sechs und mehr Langtage vorangegangen waren.

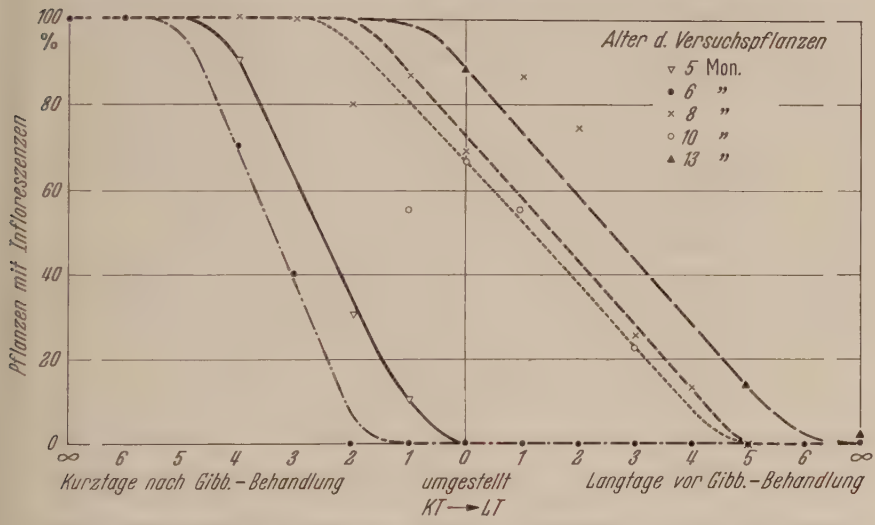


Abb. 6. Blütenbildung bei Kurztagexemplaren von *Bryophyllum crenatum* in Abhängigkeit von dem zeitlichen Verhältnis der Gibberellin-Gabe zu einer Umstellung in den Langtag, sowie vom Alter der Pflanzen. Sie wurden aus dem Kurztag in den Langtag so umgestellt, daß sie nach der Gibberellin-Injektion noch 6 bis 0 Tage im Kurztag blieben oder vor der Injektion schon 0 bis 8 Langtage erhalten hatten

Zwischen diesen beiden extremen Reaktionsweisen traten zahlreiche Übergänge auf. Je älter die Versuchspflanzen waren, um so weniger Kurztage brauchten sie nach der Gibb.-Behandlung, bzw. um so mehr Langtage davor wurden toleriert. Allerdings waren die Blütenstände dann schon häufig verlaubt und zuletzt vegetativ (Tabelle 6). Gibb. kann also auch im LT Blütenbildung auslösen, jedoch nur dann, wenn die Pflanzen mehr als ein halbes Jahr alt sind und nicht länger als 4 bis 5 Tage vor der Gibb.-Gabe noch im KT gewesen waren, so daß die KT-Wirkung noch nicht abgeklungen ist.

**II. Versuche mit nichtblühreifen Pflanzen.** *Versuch 5.* Blütenbildung bei KT- und LT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* in Abhängigkeit von der Dauer und der Stärke der Gibb.-Behandlung im KT.

Sechs Monate alte, noch nicht blühreife LT- und KT-Exemplare von *Br. daigremontianum* wurden in Gruppen zu je 3 Pflanzen unter

Tabelle 6. *Blütenbildung bei 8 Monate alten KT-Exemplaren von Br. crenatum in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibb.-Behandlung (5 µg Gibb. je Pflanze injiziert)*

Die Pflanzen erhielten nach der Gibb.-Injektion noch 4 bis 0 Kurztage und kamen dann in den LT oder hatten vor der Gibb.-Injektion schon 0 bis 4 Langtage erhalten und blieben auch danach im LT.

| Kurztage nach der Gibb.-Injektion | Langtage vor der Gibb.-Injektion | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes | Pflanzen mit Inflorescenzen (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| 4 | | 23,9 | 9,1 | 5,0 | 100 |
| 3 | | 26,2 | 7,4 | 5,0 | 100 |
| 2 | | 26 bis ∞ | 5,0 | 3,6 | 75 |
| 1 | | 23 bis ∞ | 6,1 | 4,2 | 87 |
| 0 | 0 | 29 bis ∞ | 2,8 | 2,4 | 69 |
| | 1 | 27 bis ∞ | 3,4 | 2,8 | 87 |
| | 2 | 29 bis ∞ | 2,9 | 3,1 | 75 |
| | 3 | 32 bis ∞ | 1,0 | 1,0 | 25 |
| | 4 | 41 bis ∞ | 0 | 0,4 | 13 |
| | 5 | ∞ | 0 | 0 | 0 |

KT-Bedingungen mit Gibb. behandelt und blieben auch weiterhin im KT. Das Gibb. wurde an 1 bis 10 aufeinanderfolgenden Tagen in Lösungen von 10 bis 100 mg/l auf den Vegetationspunkt getropft, je Pflanze und Tag einen Tropfen.

Da die Pflanzen dieser Art erst im Alter von einem Jahr auf den photoperiodischen Wechsel LT → KT mit Blütenbildung reagieren, trat bei den unbehandelten KT- und LT-Exemplaren keine Blütenbildung auf. Dagegen wurden bei einem Teil der mit Gibb. behandelten Pflanzen eine starke Streckung der obersten Internodien und nach einigen Wochen Inflorescenzanlagen sichtbar, die sich zu verschieden ausgebildeten Blütenständen entwickelten. Dabei traten wie bei den anderen *Bryophyllum*-Arten Übergänge zwischen vegetativen Pflanzen und Pflanzen mit normalen Blütenständen auf (Abb. 7). Für die einzelnen Formen wurden folgende Zahlenwerte festgesetzt:

Pflanze unverändert vegetativ (Abb. 7a) . . . . . = 0
Seitenachsen unvollständig enthemmt (erst in späteren Versuchen beobachtet) = 1
Seitenachsen vollständig enthemmt (vegetative Inflorescenz) (Abb. 7b) . . . = 2
Inflorescenz mit wenigen Blüten, Brakteen stark verlaubt (Abb. 7c) . . . . . = 3
Brakteen nicht oder kaum verlaubt, aber Internodien der Inflorescenz sehr kurz (Abb. 7d) . . . . . = 4
Normale Inflorescenz (Abb. 7e) . . . . . = 5
Zusätzliche Inflorescenzen aus den Seitenachsen der obersten Laubblätter (Abb. 7f) . . . . . = 6

Die Ausbildungsgrade der Blütenstände entsprechen im allgemeinen den bei *Br. crenatum* beobachteten (Abb. 5). Nur die Form mit stark verkürzten Internodien (Abb. 7d) konnte bei *Br. crenatum* nie beobachtet werden.

Erst von einer Gesamtmenge von 2,5 $\mu$g Gibb. je Pflanze an wurden überhaupt Blütenanlagen und anschließend Blütenstände ausgebildet (Tabelle 7). Dabei zeigte sich, daß mit steigender Gibb.-Menge die Blütenstände sich der normalen Form näherten, doch war die Streuung

Abb. 7. Blütenstandsformen von nichtblühreifen Exemplaren von *Bryophyllum daigremontianum*, die im Kurztag mit verschiedenen Gibberellin-Mengen behandelt wurden

innerhalb der einzelnen Gruppen so groß, daß sie durch den Fehler, mit dem die Methode des Tropfens behaftet ist, nicht genügend begründet zu sein scheinen. Es wäre denkbar, daß der jeweilige Zustand des Vegetationspunktes zu Versuchsbeginn sich auch auf die Stärke des Blühimpulses auswirkt. Versuche, die diese Frage klären sollten, wiesen auf

Tabelle 7. *Blütenbildung bei nichtblühreifen KT- und LT-Exemplaren von Br. daigremontianum im KT in Abhängigkeit von der Gibb.-Behandlung*

| Gibb.-Konzentration (mg/l) | Zahl der Tropfen | Gesamtmenge Gibb. je Pflanze ($\mu$g) | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen (Tage) | Öffnen der ersten Blüte (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | KT-Exemplare | | | |
| 0 | 10 | 0 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| 10 | 1 bis 10 | 0,25 bis 2,5 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| 50 | 1 | 1,25 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| | 3 | 3,75 | 50 bis $\infty$ | 108 bis $\infty$ | 25,3 | 2,3 |
| | 10 | 12,5 | 38,3 | 98,3 | 104,7 | 5,0 |
| 100 | 1 | 2,5 | 67 bis $\infty$ | 111 bis $\infty$ | 2,7 | 1,5 |
| | 3 | 7,5 | 51,7 | 102,7 | 65,7 | 4,0 |
| | 10 | 25,0 | 45,7 | 100,0 | 80,3 | 4,3 |
| | | | LT-Exemplare | | | |
| 0 | 10 | 0 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| 10 | 1 bis 10 | 0,25 bis 2,5 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| 50 | 1 | 1,25 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| | 2 | 2,5 | $\infty$ | | 0 | 0 |
| | 3 | 3,75 | 49 bis $\infty$ | 106 bis $\infty$ | 14,0 | 1,3 |
| | 5 | 6,25 | 52,0 | 85 bis $\infty$ | 43,0 | 3,5 |
| | 7 | 8,75 | 48,3 | 103,3 | 84,7 | 4,5 |
| | 10 | 12,5 | 50,0 | 104,0 | 66,3 | 4,2 |
| 100 | 1 | 2,5 | 53 bis $\infty$ | 111 bis $\infty$ | 27,3 | 2,3 |
| | 2 | 5,0 | 49,0 | 106,0 | 48,3 | 2,7 |
| | 3 | 7,5 | 52,0 | 105,3 | 58,3 | 4,0 |
| | 5 | 12,5 | 47,3 | 101,6 | 77,0 | 4,7 |
| | 7 | 17,5 | 46,3 | 100,0 | 97,0 | 4,7 |
| | 10 | 25,0 | 47,1 | 98,0 | 93,7 | 4,7 |

einen solchen Zusammenhang hin, konnten ihn aber nicht eindeutig erfassen. Doch wurden für die folgenden Versuche immer nur solche Exemplare ausgewählt, deren Vegetationspunkte sich annähernd im gleichen Stadium befanden, soweit dies makroskopisch an der Größe und Gestalt der jüngsten Blattpaare erkennbar war.

Die graphische Darstellung der Ergebnisse dieses Versuches entspricht dem Verlauf der Kurven bei *Br. crenatum* (Abb. 1 und 2), doch ist die Mindestmenge Gibb., die Blütenbildung gerade noch auslöst, bei *Br. daigremontianum* wesentlich höher als bei *Br. crenatum*. Erwähnt sei noch, daß Gibb. auch schon bei 3 Monate alten KT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* im KT Blütenbildung auslöst, wogegen photoperiodische Blütenbildung durch die Behandlung LT → KT frühestens im Alter von einem Jahr möglich ist.

Weiterhin sei ein Ergänzungsversuch mitgeteilt, der zeigen sollte, ob ein Unterschied in der Blütenbildung bei nichtblühreifen LT- und KT-

Exemplaren besteht, wenn beide gleichmäßig im KT mit Gibb. behandelt werden (die Ergebnisse des Hauptversuches gaben wegen der geringen Zahl von Pflanzen je Gruppe hierauf keine Antwort). Dazu wurden 4 Monate alten LT- und KT-Exemplaren 1 bis 5mal jeden 2. Tag 0,05 $cm^3$ Gibb.-Lösung (50 mg/l) in eines der beiden obersten voll ausgewachsenen Blätter injiziert. Der Versuch wurde im KT ausgeführt.

In den Gruppen mit nur einer Injektion war die Blütenbildung der LT-Exemplare gegenüber den KT-Exemplaren deutlich gefördert (Tabelle 8). Bei den übrigen Gruppen, bei denen die Blütenbildung schon

Tabelle 8. *Blütenbildung von nichtblühreifen KT- und LT-Exemplaren von Br. daigremontianum nach Gibb.-Behandlung im KT*

| Zahl der Pflanzen je Gruppe | Zahl der Injektionen | Gesamtmenge Gibb. je Pflanze (µg) | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes | Zahl der seitenständigen Inflorescenzen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| KT-Exemplare | | | | | | |
| 5 | 0 | 0 | ∞ | 0 | 0 | 0 |
| 10 | 1 | 2,5 | 36,0 | 58,9 | 4,8 | 0 |
| 5 | 2 | 5,0 | 30,4 | 76,8 | 6,0 | 2,4 |
| 5 | 3 | 7,5 | 32,6 | 86,0 | 6,0 | 2,8 |
| 5 | 5 | 12,5 | 31,2 | 65,0 | 6,0 | 2,0 |
| LT-Exemplare | | | | | | |
| 5 | 0 | 0 | ∞ | 0 | 0 | 0 |
| 10 | 1 | 2,5 | 31,2 | 93,1 | 6,0 | 2,3 |
| 5 | 2 | 5,0 | 29,6 | 96,8 | 6,0 | 2,8 |
| 5 | 3 | 7,5 | 28,4 | 98,8 | 6,0 | 3,4 |
| 5 | 5 | 12,5 | 29,0 | 104,4 | 6,0 | 2,0 |

fast maximal zu sein schien, traten die Unterschiede nicht so deutlich hervor. Wenn auch bei nichtblühreifen LT-Exemplaren die LT-Wirkung allein nicht dazu ausreicht, um bei nachfolgender KT-Behandlung Blütenbildung auszulösen, so fördert sie bei schwacher Gibb.-Gabe die Blütenbildung doch merklich.

*Versuch 6.* Blütenbildung bei LT- und KT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* im KT nach vorangegangener Gibb.-Behandlung im LT.

Während in den bisherigen Versuchen KT und Gibb. gleichzeitig zur Wirkung kamen oder die Gibb.-Behandlung nach der KT-Behandlung erfolgt war, sollte mit diesem Versuch geprüft werden, ob das Gibb. blütenbildend wirksam blieb, auch wenn es mehrere Monate vor dem KT verabreicht wurde. Dazu wurden Gruppen zu je 10 nichtblühreifen LT- und KT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* (5 Monate alt) im LT aufgestellt und erhielten hier 0 bis 10 Tage hintereinander täglich einen Tropfen Gibb.-Lösung 10 mg/l auf den Vegetationspunkt. Alle Pflanzen blieben danach 4 Monate im LT. Dann wurden 5 Pflanzen aus jeder Gruppe in den KT umgestellt. Die restlichen blieben im LT.

Keine der Pflanzen, die bis zum Ende des Versuches im LT blieben, bildete Blüten aus. Im vegetativen Wachstum zeigten sich allerdings erhebliche Unterschiede, sowohl zwischen Gruppen mit unterschiedlicher Gibb.-Behandlung als auch zwischen den entsprechenden Gruppen der LT- und KT-Exemplare.

Die nach 4 Monaten in den KT umgestellten Pflanzen zeigten hingegen nach einigen Wochen z. T. Inflorescenzanlagen, die sich zu verschieden ausgebildeten Blütenständen entwickelten (Tabelle 9). Bei den

Tabelle 9. *Blütenbildung von nichtblühreifen LT- und KT-Exemplaren von Br. daigremontianum im KT, die 4 Monate vor dem Umstellen in den KT im LT verschieden oft mit Gibb. behandelt worden waren*

| Zahl der Tropfen | Gesamtmenge Gibb. je Pflanze ($\mu$g) | Sichtbarwerden der Inflorescenzanlage (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|
| | | LT-Exemplare | | |
| 0 | 0 | $\infty$ | 0 | 0 |
| 1 | 2,5 | $\infty$ | 0 | 0 |
| 3 | 7,5 | 32 bis $\infty$ | 78,8 | 2,8 |
| 5 | 12,5 | 28,4 | 147,8 | 4,0 |
| 7 | 17,5 | 38,2 | 124,8 | 4,0 |
| 10 | 25,0 | 29,0 | 127,6 | 4,0 |
| | | KT-Exemplare | | |
| 0 | 0 | 48 bis $\infty$ | 31,0 | 1,6 |
| 1 | 2,5 | 43 bis $\infty$ | 54,2 | 1,6 |
| 10 | 25,0 | 30,0 | 224,0 | 4,0 |

LT-Exemplaren wurden erst ab 7,5 $\mu$g Gibb. je Pflanze Blütenanlagen sichtbar; über 12,5 $\mu$g Gibb. ließ sich keine Steigerung in der Blütenbildung feststellen. Bei den KT-Exemplaren, die also insgesamt dem Wechsel KT $\rightarrow$ LT $\rightarrow$ KT ausgesetzt waren, kam es in allen Gruppen zu Blütenbildung. Allerdings entwickelte in den Gruppen ohne oder mit nur geringer Gibb.-Gabe nur ein Teil der Pflanzen Inflorescenzanlagen. Das durch das Gibb. bewirkte Eintreten der Blühreife war also über 4 Monate erhalten geblieben.

Besonders auffällig war, daß bei den KT-Exemplaren auch in der Gruppe ohne Gibb. Blütenstände ausgebildet wurden, da es sich doch um nichtblühreife Pflanzen handelte und die gleich alten LT-Exemplare ohne Gibb. keine Blütenstände ausbildeten. Daß es sich dabei um kein zufälliges Ergebnis gehandelt hat, zeigte ein Versuch gleicher Art, in dem sieben nichtblühreife KT-Exemplare von *Br. daigremontianum* (9 Monate alt) 2 Monate lang in den LT gestellt wurden und dann zusammen mit fünf gleich alten LT-Exemplaren, die also bis zu diesem Zeitpunkt ununterbrochen im LT aufgewachsen waren, zurück in den KT kamen.

Die KT-Exemplare, die also insgesamt dem Wechsel KT → LT → KT ausgesetzt waren, entwickelten alle normale Inflorescenzen, während die LT-Exemplare, die nur den Wechsel LT → KT mitgemacht hatten, ausnahmslos vegetativ blieben. Demnach wird *Br. daigremontianum* durch den Wechsel KT → LT ebenso wie durch Gibb. früher blühreif als im ständigen LT.

*B. Versuche an Pflanzen mit reduzierter Blattzahl*

Während in den bisher beschriebenen Versuchen die ganzen Pflanzen dem KT oder LT ausgesetzt worden waren, wurden bei den folgenden Versuchen nur einzelne Blätter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen ausgesetzt und zum Teil auch noch mit Gibb. behandelt; die restlichen Blätter wurden zu Beginn des Versuches entfernt. Dadurch konnte im Gegensatz zu den bisherigen Versuchen das gleichzeitige Zusammenwirken von LT, KT und Gibb. beobachtet werden.

*Versuch 7.* Gleichzeitiges Zusammenwirken von KT, LT und Gibb. an KT- und LT-Exemplaren von *Br. daigremontianum.*

An blühreifen LT- und KT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* (24 Monate alt) wurden alle Blätter bis auf 2 oder 4 entfernt, so daß entweder nur die beiden gegenständigen Blätter eines Knotens oder außerdem noch das senkrecht darunterstehende Blattpaar (die Blätter des übernächsten Knotens) stehenblieben. Die beiden Blätter eines Knotens wurden stets gleich behandelt, die Blätter der verschiedenen Knoten aber unterschiedlich, indem sie KT, LT oder Gibb. in verschiedener Kombination gemäß Tabelle 10 erhielten. Es wurden nur die am wichtigsten erscheinenden Kombinationen an meist 5 Pflanzen durchgeführt. Das Gibb. wurde in die Blätter injiziert, und zwar je Blatt 0,1 cm³ einer Lösung von 100 mg/l einmal zu Beginn des Versuches. Die KT-Blätter wurden 10 Wochen lang von 16 bis 7 Uhr durch lichtdichte Stoffsäckchen verdunkelt.

Bei den LT-Exemplaren bildeten alle Pflanzen der Gruppen $\frac{K}{L}$, $\frac{K}{—}$ und $\frac{K+G}{L}$, bei denen das obere Blattpaar Kurztag (K) oder Kurztag mit Gibb. (K + G) und das untere Blattpaar Langtag (L) erhielt oder auch abgeschnitten war (—), Blütenstände aus. Alle Pflanzen der Gruppen $\frac{L}{K}$ und $\frac{L+G}{K}$ blieben unverändert vegetativ. Bei den KT-Exemplaren bildete nur die Gruppe $\frac{K+G}{L}$ Blüten, während alle Pflanzen der Gruppen $\frac{K}{L}$, $\frac{L}{K}$ und $\frac{L+G}{K}$ vegetativ blieben (Tabelle 10).

Es zeigte sich also, daß der Vegetationspunkt stets nur dann einen Blühimpuls erhielt, wenn das *obere* Blattpaar dem Wechsel LT → KT (bei

LT-Exemplaren, deren oberes Blattpaar KT erhielt) ausgesetzt gewesen war oder wenn es KT und gleichzeitig Gibb. erhalten hatte, gleichgültig, ob die Blätter vorher im KT oder im LT gewesen waren. Keine Blütenbildung wurde beobachtet, wenn das obere Blattpaar dauerndem LT, dauerndem KT, dem Wechsel KT → LT (bei KT-Exemplaren, deren oberes Blattpaar LT erhielt) oder LT + Gibb. ausgesetzt war. Ein Einfluß des *unteren* Blattpaares ließ sich in diesem Versuch nicht nachweisen.

Tabelle 10. *Blütenbildung bei blühreifen LT- und KT-Exemplaren von Br. daigremontianum mit nur zwei Blattpaaren, die KT, LT und Gibb. in verschiedener Kombination erhielten*

| Behandlung der Blätter | Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|
| LT-Exemplare | | | |
| L / K | ∞ | 0 | 0 |
| K / L | 47,0 | 70,6 | 4,2 |
| K / — | 56,5 | 67,8 | 4,25 |
| L+G / K | ∞ | 0 | 0 |
| K+G / L | 32,0 | 68,5 | 5,0 |
| KT-Exemplare | | | |
| K / L | ∞ | 0 | 0 |
| L / K | ∞ | 0 | 0 |
| K+G / L | 52,0 | 92,5 | 5,75 |
| L+G / K | ∞ | 0 | 0 |

Entsprechende Ergebnisse erbrachten Versuche mit nichtblühreifen LT- und KT-Exemplaren von *Br. daigremontianum*, die nur zwei am gleichen Knoten gegenüberstehende Blätter behielten, welche mit LT, KT oder Gibb. in verschiedener Kombination behandelt wurden (Tabelle 11).

Qualitativ bestand zwischen KT- und LT-Exemplaren kein Unterschied. Alle Pflanzen, bei denen mindestens ein Blatt KT und außerdem noch mindestens ein Blatt Gibb. bekommen hatte, entwickelten normale Infloreszenzen, gleichgültig, ob das Gibb. auf das KT- oder auf das LT-Blatt gegeben worden war. Allerdings war im ersten Fall die Blütenbildung in geringem Umfang gefördert. Ebenso zeigte sich eine geringfügige Förderung der Blütenbildung bei den LT-Exemplaren gegenüber den entsprechenden Gruppen der KT-Exemplare.

*Versuch 8.* Gleichzeitiges Zusammenwirken von LT, KT und Gibb. an blühreifen LT-Exemplaren von *Br. crenatum*.

Bei *Br. crenatum* konnten alle in Frage kommenden Kombinationen mit einer größeren Zahl von Pflanzen je Gruppe nachgeprüft werden. Dabei zeigten sich einige Besonderheiten, die bei *Br. daigremontianum* nicht beobachtet worden waren.

An den blühreifen LT-Exemplaren (5,5 Monate alt), die auf Gruppen mit meist 10 Pflanzen verteilt worden waren, wurden zwei senkrecht übereinanderstehende Blätter, teilweise auch nur das untere der beiden Blätter, stehengelassen. Die Blätter erhielten LT, KT und Gibb. gemäß Tabelle 12. Das Gibb. wurde an zehn aufeinanderfolgenden Tagen auf das entsprechende Blatt getropft, und zwar täglich 1 Tropfen von 100 mg/l. Die KT-Blätter wurden bei den meisten Pflanzen bis zum Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen verdunkelt. Bei den Gruppen 10, 11, 15 und 16 (Tabelle 12) wurden die entsprechenden Blätter insgesamt 4 Wochen im KT gehalten, um auch einen schwachen Blühimpuls möglichst zu erfassen.

Tabelle 11. *Blütenbildung von nichtblühreifen LT- und KT-Exemplaren von Br. daigremontianum, bei denen zwei am gleichen Knoten gegenüberstehende Blätter LT, KT und Gibb. in verschiedener Kombination erhielten*

\+ Blütenstände ausgebildet, — Pflanzen vegetativ geblieben.

| LT-Exemplare | | Linkes Blatt LT → | | |
|---|---|---|---|---|
| | | KT | LT | abgeschnitten |
| rechtes Blatt LT → | LT | — | — | — |
| | KT | — | | — |
| | LT + Gibb. | + | — | — |
| | KT + Gibb. | + | + | + |
| **KT-Exemplare** | | **Linkes Blatt KT →** | | |
| | | KT | LT | abgeschnitten |
| rechtes Blatt KT → | LT | — | — | — |
| | KT | — | | — |
| | LT + Gibb. | + | — | — |
| | KT + Gibb. | + | + | + |

Nach der Art der Blütenbildung kann man die Gruppen in 3 Abteilungen zusammenfassen (Tabelle 12): a) die Gruppen 1 bis 9 mit schwach verlaubten bis normalen Blütenständen, b) die Gruppen 10 bis 12 mit vegetativen Inflorescenzen und c) die Gruppen 13 bis 16 ohne Inflorescenzen.

Den Gruppen 1 bis 9 war gemeinsam, daß während des Versuches mindestens das obere Blatt KT bekommen hatte. Da es sich um LT-Exemplare handelte, hatte also das obere Blatt insgesamt LT → KT erhalten. Bei allen Pflanzen war daher mit Blütenbildung zu rechnen, falls nicht das Gibb. oder das untere LT-Blatt einen hemmenden Einfluß ausüben würde. Der Vergleich der Gruppen 1 bis 5 mit den entsprechenden Gruppen 6 bis 9 zeigt, daß durch das Gibb. die Blütenbildung keineswegs gehemmt, sondern gefördert wurde, was den Ergebnissen der vorangegangenen Versuche entspricht.

Zwischen den Gruppen 1 bis 5, in denen jeweils das obere Blatt Gibb. und KT erhalten hatte, ließen sich keine Unterschiede feststellen. Der Blühimpuls scheint hier maximal gewesen zu sein, so daß sich ein Einfluß des unteren Blattes nicht bemerkbar machen konnte. Ein Vergleich von Gruppe 4 mit Gruppe 6 zeigt, daß die Blütenbildung stärker gefördert wurde, wenn das Gibb. auf das (obere) KT-Blatt gegeben wurde, als wenn es auf das (untere) LT-Blatt kam.

Tabelle 12. *Blütenbildung von blühreifen LT-Exemplaren von Br. crenatum, bei denen zwei senkrecht übereinanderstehende Blätter KT, LT und Gibb. in verschiedener Kombination erhielten*

| Gruppe Nr. | Behandlung der Blätter | Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen (Tage) | Öffnen der ersten Blüte (Tage) | Zahl der Blüten je Pflanze | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | K+G / K+G | 15,0 | 71,3 | 8,6 | 4,8 |
| 2 | K+G / K | 14,5 | 68,5 | 11,4 | 4,7 |
| 3 | K+G / L+G | 15,0 | 69,0 | 10,8 | 5,0 |
| 4 | K+G / L | 15,1 | 67,1 | 11,6 | 4,9 |
| 5 | K+G / — | 15,4 | 78,0 | 6,4 | 4,2 |
| 6 | K / L+G | 19,0 | 77,1 | 10,4 | 4,4 |
| 7 | K / K | 16,9 | 80,9 | 7,9 | 4,5 |
| 8 | K / L | 20,1 | 90,2 | 7,7 | 4,3 |
| 9 | K / — | 22,0 | 98,4 | 6,0 | 4,2 |
| 10 | L+G / K+G | 21,8 | ∞ | 0 | 1,6 |
| 11 | L+G / K | 22,9 | ∞ | 0 | 1,8 |
| 12 | L+G / L | 23,4 | ∞ | 0 | 2,0 |
| 13 | L / K+G | ∞ | | 0 | 0 |
| 14 | L / K | ∞ | | 0 | 0 |
| 15 | L / L+G | ∞ | | 0 | 0 |
| 16 | L / L | ∞ | | 0 | 0 |

Vergleicht man die Gruppen 7 bis 9 miteinander, die alle kein Gibb. erhielten und deren Blütenbildung nicht maximal war, weil die photoperiodische Behandlung eines einzigen Blattes dazu nicht ausreicht, so läßt sich ein deutlicher Einfluß des unteren Blattes feststellen.

In Gruppe 7, in der beide Blätter KT erhielten, war der Blühimpuls stärker als in Gruppe 8, in der das unterste der beiden Blätter LT bekam. Daß es sich dabei nicht um einen hemmenden Einfluß des unteren Blattes in Gruppe 8, sondern um eine Förderung der Blütenbildung durch das zweite KT-Blatt in Gruppe 7 handelte, wird klar, wenn man Gruppe 8 mit Gruppe 9 vergleicht. Obwohl das untere LT-Blatt fehlte, war hier der Blühimpuls sogar noch etwas schwächer als in Gruppe 8, in der das untere Blatt LT erhalten hatte.

In den Gruppen 13 bis 16, also immer dann, wenn das obere Blatt im LT ohne Gibb. gehalten worden war, blieben die Pflanzen unverändert vegetativ, gleichgültig, ob das untere Blatt KT, LT, KT + Gibb. oder LT + Gibb. erhalten hatte. Zwei weitere Versuche der gleichen Art bestätigten dieses Ergebnis. Daß es sich dabei um eine direkte Wirkung eines im LT-Blatt gebildeten Hemmstoffes gehandelt haben kann, erscheint recht unwahrscheinlich.

Völlig unerwartet war die Reaktion der Gruppen 10 bis 12, in denen das obere Blatt LT und außerdem Gibb. erhalten hatte. Alle Pflanzen dieser 3 Gruppen bildeten vegetative Inflorescenzen mit den gleichen Formen, wie sie in Versuch 2 bei schwacher Induktion beobachtet wurden (Abb. 5b und c), gleichgültig, ob das untere Blatt LT, KT oder KT + Gibb. bekommen hatte. Die Reaktion dieser Gruppen war deshalb so überraschend, weil Gibb. an vollbeblätterten LT-Exemplaren von *Br. crenatum* im LT niemals Inflorescenz- oder Blütenbildung ausgelöst hatte.

Versuche mit reduzierter Blattzahl an KT-Exemplaren von *Br. crenatum* führten zu keinem Ergebnis, da die Blätter der KT-Exemplare kleiner sind als die Blätter der LT-Exemplare und die photoperiodische Behandlung eines einzelnen Blattes auch über einen längeren Zeitraum hinweg in keinem Fall zur Anlegung von Blütenständen führte.

*Versuch 9.* Ausbildung von vegetativen Inflorescenzen bei LT-Exemplaren von *Br. crenatum* nach starker Verminderung der Blattzahl und gleichzeitiger Gibb.-Behandlung im LT.

Anlaß zu diesem Versuch war das auffällige Verhalten der Gruppen 10 bis 12 in Versuch 8.

An 6 Monate alten LT-Exemplaren von *Br. crenatum* wurden entweder alle Blätter bis auf eines entfernt, oder es wurde auch noch die Spreite des einen Blattes bis auf den Blattstiel abgeschnitten. Zwei Kontrollgruppen wurden nicht entblättert. Jeder Pflanze wurden 0,05 $cm^3$

einer Lösung von 0 bis 200 mg/l Gibb. in das Blatt bzw. den stehengebliebenen Blattstiel injiziert (Tabelle 13). Die Pflanzen blieben dauernd im LT.

In den Kontrollgruppen 1 und 2 blieben sowohl die mit Kontrollösung als auch die mit Gibb. behandelten Pflanzen unverändert vegetativ. In den Gruppen 3 bis 9 mit nur einem oder gar keinem Blatt bildeten die mit Gibb. behandelten Pflanzen teilweise vegetative Inflorescenzen aus, während alle Pflanzen ohne Gibb. unverändert vegetativ blieben. Blüten wurden nirgends gebildet. Es war also wie in Versuch 8 nur dann zur

Tabelle 13. *Bildung von vegetativen Inflorescenzen bei LT-Exemplaren von Br. crenatum im LT bei starker Reduktion der Blattzahl und gleichzeitiger Gibb.-Behandlung*
Je Gruppe 10 Pflanzen.

| Gruppe Nr. | Zahl der stehengebliebenen Blätter | Gibb.-Konzentration mg/l | Gesamtmenge Gibb. je Pflanze µg | Zahl der Pflanzen mit veget. Inflorescenz | Form des Blütenstandes |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 14 | 200 | 10,0 | 0 | 0 |
| 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | 1 | 0,5 | 0,025 | 3 | 0,3 |
| 5 | 1 | 5,0 | 0,25 | 9 | 1,0 |
| 6 | 1 | 50 | 2,5 | 10 | 1,6 |
| 7 | 1 | 200 | 10,0 | 7 | 1,4 |
| 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | 0 | 200 | 10 | 6 | 1,0 |

Ausbildung vegetativer Inflorescenzen gekommen, wenn bei den LT-Exemplaren von *Br. crenatum* die Blattzahl stark reduziert war und die Pflanzen gleichzeitig mit Gibb. behandelt wurden. Bei vollbeblätterten LT-Exemplaren konnte durch Gibb. im LT niemals die Ausbildung von vegetativen Inflorescenzen hervorgerufen werden.

## Besprechung der Ergebnisse

Die vorstehend mitgeteilten Versuche haben die Befunde von BÜNSOW u. HARDER (1956a), daß Gibb. die zur photoperiodischen Blütenbildung der Lang-Kurztagpflanzen unerläßliche Langtagbehandlung ersetzen kann, für alle 3 Arten bestätigen können. Weiterhin ergaben die Versuche, daß Blütenbildung nicht nur dann stattfindet, wenn KT und Gibb. gleichzeitig einwirken, sondern auch dann, wenn die Gibb.-Behandlung mehrere Monate vor dem KT (Versuch 6) bis einige Tage nach Beendigung des Kurztages (Versuch 4) erfolgt. Dagegen führt bei einer ausschließlich photoperiodischen Behandlung nur die Folge LT → KT zur Blütenbildung.

Die Wirkung des Gibberellins und des Langtages auf den Prozeß der Blütenanlegung und -weiterentwicklung stimmen weitgehend überein. Bei geeigneter Dosierung kann man mit beiden auch die gleichen Übergangsformen der Blütenstände (vegetative und verlaubte) erhalten. Eine geringfügige Abweichung zeigt sich lediglich in den um wenige Prozent längeren Internodien der Blütenstände, in den etwas spitzeren Blütenknospen und in den etwas längeren und schmäleren Petalen nach einer Gibb.-Behandlung. Eine ähnliche Wirkung des Gibb. auf die Form der Blütenstände haben Harder u. Bünsow (1958) bei *Kalanchoë blossfeldiana* gefunden.

In einer Hinsicht geht das Gibb. in seiner Wirkung über eine LT-Behandlung hinaus: es setzt das für die Blütenbildung notwendige Mindestalter bei *Br. daigremontianum* erheblich herab (Versuch 5 und 6). Wenn allerdings die fehlende Blühreife nur darauf beruhen sollte, daß der LT im ersten Jahr noch nicht genügend wirksam wird, um mit einer nachfolgenden KT-Behandlung Blütenbildung auszulösen, dann würde auch in diesem Fall das Gibb. nur die noch fehlende LT-Wirkung ersetzen. Dafür spricht auch der vegetative Habitus der LT-Exemplare, denn deren Internodien sind im ersten Jahr nur 30 bis 40 mm lang (gegenüber einer Internodienlänge von 20 bis 30 mm bei KT-Exemplaren). Sie nehmen erst im zweiten Jahr den typischen LT-Habitus mit 70 bis 80 mm langen Internodien an. Nach einer Gibb.-Behandlung im LT erhält *Br. daigremontianum* aber auch schon im ersten Jahr den typischen LT-Habitus. Daß der LT in gewissem Umfang auch schon im ersten Jahr zur Wirkung kommt, zeigt sich daran, daß 4 Monate alte LT-Exemplare bei schwacher Gibb.-Gabe im KT besser blühen als gleich alte KT-Exemplare (Versuch 5). Voll wirksam wird der LT schon im ersten Jahr auch dann, wenn eine KT-Behandlung vorausgegangen ist (Versuch 6), denn bei einer rein photoperiodischen Behandlung KT → LT → KT bildet auch diese Art schon im ersten Jahre Blüten.

Den KT konnte das Gibb. in bezug auf die Blütenbildung niemals ersetzen, denn LT und Gibb. allein führten in keinem Fall zu einem Blühimpuls. Allerdings konnte Gibb. die Wirkung des Kurztages merklich unterstützen, wenn die KT-Behandlung entweder hinsichtlich der Zahl der Kurztage (Versuch 2) oder hinsichtlich der Tageslänge (Versuch 3) oder in bezug auf die Zahl der behandelten Blätter (Versuch 8) nicht optimal war. In allen diesen Fällen bewirkte trotz ausreichender LT-Behandlung eine zusätzliche Gibb.-Gabe eine Förderung der Blütenbildung. Waren dagegen sowohl LT- als auch KT-Wirkung optimal, so machte sich eine zusätzliche Gibb.-Behandlung nicht oder kaum bemerkbar (Versuch 1, 2 und 3).

Sowohl bei LT-Pflanzen wie auch bei KT-Pflanzen wird die Blütenbildung durch die entgegengesetzte Tageslänge gehemmt. In Überein-

stimmung mit der LT-Wirkung hemmt auch das Gibb. bei der KT-Pflanze *Kalanchoë blossfeldiana* die Blütenbildung (HARDER u. BÜNSOW 1958). Bei den untersuchten *Bryophyllum*-Arten konnte weder für den LT noch für den KT eine Hemmwirkung auf die Blütenbildung nachgewiesen werden, und ebenso konnte für Gibb., auch bei größeren Gaben, niemals ein negativer Einfluß festgestellt werden. Die Gibb.-Wirkung erreichte mit zunehmender Menge nach Überschreiten einer unteren Schwelle relativ schnell ein Maximum, das durch eine weitere Steigerung der Gibb.-Gabe unverändert blieb (Abb. 1 und 2).

Im Gegensatz zu den Versuchen mit intakten Pflanzen, bei denen LT und KT immer nur nacheinander zur Wirkung kamen, konnte an Pflanzen mit verminderter Blattzahl das gleichzeitige Zusammenwirken von LT, KT und Gibb. an derselben Pflanze beobachtet werden. Entsprechende Versuche mit *Kalanchoë* wurden von HARDER, WESTPHAL u. BEHRENS (1949) und von HARDER u. BÜNSOW (1958) ausgeführt. Bei *Kalanchoë* kann durch ein KT-Blatt Blütenbildung ausgelöst werden. Allerdings hat die KT-Behandlung um so weniger Erfolg, je mehr LT-Blätter, die den Blühimpuls schwächen, sich zwischen KT-Blatt und Vegetationspunkt befinden. Ebenso wird der vom KT-Blatt ausgehende Blühimpuls durch Gibb. stark geschwächt, gleichgültig, ob das Gibb. in das KT-Blatt oder in ein Blatt darüber oder darunter injiziert wurde.

Die Ergebnisse der entsprechenden Versuche mit LT-Exemplaren von *Br. daigremontianum* und *Br. crenatum* sind in Tabelle 14 zusammengefaßt. Wie auf Grund der Versuche mit vollbeblätterten Pflanzen zu erwarten war, wurden bei den Kombinationen 1, 2, 5, 6, 9 und 10 normale Blütenstände ausgebildet, denn alle an den Pflanzen verbliebenen Blätter erhielten LT → KT. Eine zusätzliche Gibb.-Behandlung wirkte sich meist in einer geringen Förderung der Blütenbildung aus, weil die photoperiodische Behandlung von höchstens 2 Blättern je Pflanze nicht optimal war. Ebenso entsprach den Erwartungen, daß bei den Kombinationen 11, 12, 15, 16, 19 und 20 mit ein oder zwei LT-Blättern je Pflanze und teilweiser Gibb.-Behandlung keine Blütenanlagen gebildet wurden.

Nicht vorauszusehen und daher besonders interessant war die Reaktion der Kombinationen 3, 4, 7, 8, 13, 14, 17 und 18, bei denen neben einem LT → KT-Blatt noch ein LT-Blatt an der Pflanze stehenblieb. Bei dieser Anordnung kam es immer dann zu Blütenbildung, wenn das LT-Blatt unter dem LT → KT-Blatt stand. Der umgekehrte Fall, also LT-Blatt über dem LT → KT-Blatt, führte nicht zu Blütenbildung, auch wenn eines der beiden Blätter noch zusätzlich Gibb. erhielt.

Aus Versuch 7 und 8 geht außerdem hervor, daß auch dann Blütenbildung eintrat, wenn ein Blatt der Pflanze KT und dieses oder ein

anderes Blatt gleichzeitig Gibb. erhielt. Auch in diesem Fall unterdrückte ein LT-Blatt zwischen KT-Blatt und Vegetationspunkt den Blühimpuls, während ein LT-Blatt unter dem KT-Blatt oder am gleichen Knoten auf die Blütenbildung ohne Einfluß blieb.

In erster Linie ist für die Blütenbildung nur das obere von zwei senkrecht übereinanderstehenden Blättern maßgeblich. Das untere Blatt macht sich nicht oder nur unspezifisch fördernd bemerkbar. Weiterhin ist erforderlich, daß das obere Blatt die gesamte notwendige Behandlung entweder den Wechsel LT → KT oder KT + Gibb., erhält, denn niemals wurden Infloreszenzanlagen beobachtet, wenn das untere Blatt KT und das obere Blatt LT bekam oder umgekehrt (Tabelle 10). Eine scheinbare Ausnahme bilden die Fälle, in denen ein Blatt KT und das gegenüber stehende LT-Blatt Gibb. erhielt; hier kam es zu Blütenbildung, obwohl KT- und Gibb.-Behandlung an verschiedenen Blättern vorgenommen wurden (Tabelle 11). Wie aber Versuche, von denen in einer anderen Arbeit berichtet werden soll, gezeigt haben, breitet sich das Gibb. bald über die ganze Pflanze aus. So dürften auch dann, wenn KT und Gibb. nicht am gleichen Blatt verabreicht wurden, doch beide im gleichen Blatt, nämlich im KT-Blatt wirksam geworden sein. Dafür, daß das Gibb. erst in das KT-Blatt gelangen mußte, um mit dem KT zusammen den Blühimpuls auszulösen, spricht auch der Befund, daß in den Fällen, in denen das Gibb. direkt auf das KT-Blatt gegeben wurde, die Infloreszenzanlagen früher sichtbar wurden als in den Fällen, in denen das Gibb. auf ein anderes Blatt getropft wurde.

Tabelle 14. *Blütenbildung von blühreifen LT-Exemplaren von Br. daigremontianum und Br. crenatum, bei denen zwei senkrecht untereinanderstehende Blätter LT, KT und Gibb. in verschiedenen Kombinationen erhielten*

\+ Normale Blütenbildung, ± bei *Br. crenatum* vegetative Infloreszenzen, bei *Br. daigremontianum* keine Blütenbildung; — Pflanzen unverändert vegetativ.

| | | Oberes Blatt LT → | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | KT | KT + Gibb. | LT | LT + Gibb. |
| unteres Blatt LT ↓ | KT | 1 + | 2 + | 3 — | 4 ± |
| | KT + Gibb. | 5 + | 6 + | 7 — | 8 ± |
| | abgeschnitten | 9 + | 10 + | 11 — | 12 ± |
| | LT | 13 + | 14 + | 15 — | 16 ± |
| | LT + Gibb. | 17 + | 18 + | 19 — | 20 ± |

Völlig unerwartet war die Reaktion der LT-Exemplare von *Br. crenatum*, deren oberes Blatt LT + Gibb. erhielt (Versuch 8), denn sie bildeten im Gegensatz zu allen Versuchen mit vollbeblätterten Pflanzen vegetative Infloreszenzen aus.

Es ist durchaus möglich, daß die Blütenbildung, mindestens bei *Bryophyllum*, in 2 Schritten vor sich geht. 1. Herabsetzen der apikalen Dominanz, d.h. eine Hemmung des Hauptachsenwachstums und Enthemmung der Seitenachsen, die dann zur typischen Verzweigung des Blütenstandes führt, und 2. die Ausbildung von Blütenanlagen mit nachfolgender Entwicklung von Blüten. Bei sehr schwacher photoperiodischer Einwirkung wurden ja auch rein vegetative Inflorescenzen entwickelt. Für Stufe 1 wäre dann gar kein KT, sondern nur das Vorhandensein eines Gibb. oder eines gibb.-ähnlichen Stoffes erforderlich, und nur zur Stufe 2, also zur Ausbildung von Blüten, wäre KT unerläßlich. Daß es aber trotz der Anwesenheit von Gibb. bei LT-Exemplaren von *Br. crenatum* nur dann zur Blütenbildung kommt, wenn gleichzeitig die Blattzahl an der Pflanze stark reduziert wird, könnte an einer Veränderung des Auxinspiegels liegen, die auch durch den Wechsel LT→ KT eintreten und die Enthemmung der Seitenachsen bedingen dürfte.

Abschließend bleibt noch zu untersuchen, welche Aussagen sich auf Grund der Versuchsergebnisse über die noch unbekannten inneren Vorgänge bei der Blütenbildung und die Rolle des Gibb. hierbei für die drei untersuchten *Br.*-Arten machen lassen. Weder LT noch KT haben eine hemmende Wirkung auf die Anlegung oder Entwicklung der Blüten. Vielmehr ergaben die Versuche, daß beide unerläßlich sind, damit es zu einer photoperiodischen Induktion kommt. Es kann aber, wie sich gezeigt hat, die LT-Behandlung stets durch Gibb. ersetzt werden. LT und Gibb. entsprechen sich in ihrer Wirkungsweise weitgehend. Bedenkt man weiter, daß in den letzten Jahren gibberellinartig wirkende Stoffe in höheren Pflanzen gefunden werden konnten, die zudem auch bei *Bryophyllum* wie Gibberellin auf die Blütenbildung wirken (BÜNSOW, PENNER u. HARDER 1958), so erscheint es durchaus möglich, daß die LT-Wirkung auf der Bildung oder Aktivierung eines Gibberellins oder eines ähnlichen Stoffes beruht. Ob im KT ebenfalls ein Wirkstoff gebildet wird, läßt sich nicht sagen, da bisher nichts gefunden werden konnte, was einen dem KT entsprechenden Einfluß auf die Blütenbildung hat. Allerdings macht der Befund, daß der KT auch noch einige Tage unter LT-Bedingungen wirksam bleibt (Versuch 4), das Vorhandensein eines speziellen KT-Stoffes wahrscheinlich. Möglicherweise wird dieser Wirkstoff während der Dunkelperiode — eventuell sogar aus dem LT-Stoff — gebildet und unter dem Einfluß des Lichtes wieder unwirksam, so daß er aus diesem Grunde bisher noch nicht aufgefunden werden konnte.

Auch RESENDE (1952, 1953 und 1956b) nimmt an, daß es sich bei der Blütenbildung von Lang-Kurztagpflanzen um das Zusammenwirken zweier Stoffe (Auxin und Antiauxin) handelt, wobei das Auxin im LT, das Antiauxin im KT gebildet werden soll. Allerdings fand die Annahme von RESENDE, daß es nur zur Ausbildung von Blüten kommt, wenn beide

Stoffe in einem ganz bestimmten Verhältnis in der Pflanze vorliegen und daß jeder der beiden Stoffe für sich in höherer Konzentration die Blütenbildung hemmt, in den vorliegenden Versuchen keine Bestätigung.

Nach Brian (1958) ist für die Blütenbildung von LT- und KT-Pflanzen der gleiche gibberellinähnliche Stoff verantwortlich. Nur verlangen LT-Pflanzen eine hohe, KT-Pflanzen eine niedrige Wirkstoffkonzentration. Doch erklärt diese Hypothese nicht, warum Lang-Kurztagpflanzen normalerweise nur auf den Wechsel LT → KT reagieren und warum auch das gleichzeitige Zusammenwirken von KT und Gibb. blütenbildend wirksam ist.

Nach unseren eigenen Versuchen ist es am wahrscheinlichsten, daß bei *Bryophyllum*, und nach Sachs (1959) bei *Cestrum nocturnum* u. a., für die photoperiodische Blühinduktion 2 Prinzipien gleichzeitig und am gleichen Ort wirksam sein müssen. Drücken wir es der Einfachheit halber so aus: ein KT-Stoff und ein LT-Stoff (Gibberellin) müssen gleichzeitig und im selben Blatt in einer bestimmten Mindestmenge vorhanden sein, damit Blütenbildung eintreten kann. Wie aber kommt die eigenartige Tatsache zustande, daß nur die Folge LT→ KT blütenbildend wirksam wird und nicht die umgekehrte Folge KT→ LT?

In Versuch 4 bildete *Br. crenatum* nach der Behandlung KT→ LT + Gibb. nur dann Blüten, wenn zwischen dem Umstellen in den LT und der Gibb.-Gabe nicht mehr als 5 Langtage lagen. Danach hatte der vorangegangene KT seine Wirkung verloren und der Blühimpuls blieb aus. Diese wenigen Langtage reichen aber nicht aus, um LT-Stoff in ausreichender Menge zu bilden, denn KT-Exemplare von *Br. crenatum* benötigen mindestens 20 Langtage, die von *Br. daigremontianum* sogar mindestens 60 Langtage, um im anschließenden Kurztag Blüten anlegen zu können. Blütenbildung kann daher nur dann eintreten, wenn von außen LT-Stoff (Gibberellin) so rechtzeitig hinzugegeben wird, daß der KT-Stoff seine erforderliche Mindestmenge noch nicht unterschritten hat. Der LT-Stoff wird nicht nur langsam aufgebaut, sondern auch langsam abgebaut und behält daher seine Wirksamkeit auch bedeutend länger als der KT-Stoff. Dagegen wird der KT-Stoff nicht nur schnell abgebaut, sondern auch schneller aufgebaut als der LT-Stoff. LT-Exemplare von *Br. crenatum* benötigen für die Blütenbildung nur 9 bis 12 Tage, die von *Br. daigremontianum* etwa 15 Kurztage. Kommen daher die Pflanzen aus dem Langtag in den Kurztag, so ist — wenn im KT genügend KT-Stoff gebildet worden ist — auch noch genügend LT-Stoff vorhanden.

Wenn in Versuch 3 festgestellt werden konnte, daß die gleiche Tageslänge entweder wie LT oder wie KT wirken kann, so stimmt dies mit der Beobachtung von Resende (1956a) überein, daß *Br. daigremontianum* bei ständigem Aufenthalt in einer Tageslänge von 12,5 bis 12,75 Std nach längerer Zeit Blüten bildet, und daß die Pflanzen in dieser Tageslänge

einen Habitus annehmen, der zwischen dem typischen KT- und dem typischen LT-Habitus liegt. Offensichtlich werden im Bereich der kritischen Tageslänge LT- und KT-Stoff gleichzeitig gebildet, jedoch in so geringer Menge, daß Blütenbildung nur nach längerem Aufenthalt in dieser Tageslänge möglich ist.

## Zusammenfassung

Die Lang-Kurztagpflanzen *Bryophyllum daigremontianum*, *Br. crenatum* und *Br. tubiflorum* wurden unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen mit Gibberellin (Gibb.) behandelt. Dabei konnte das Gibb. den zur photoperiodischen Blütenbildung unerläßlichen Langtag (LT) in allen Fällen ersetzen. Die durch Gibb. induzierten Blütenstände unterschieden sich nur unwesentlich von den rein photoperiodisch induzierten, und auch der äußerlich sichtbare Verlauf der Blütenbildung war in beiden Fällen gleich. Bei unzureichender Gibb.-Gabe wurden wie bei unzureichender photoperiodischer Behandlung nur vegetative und verlaubte Inflorescenzen — als Übergänge zwischen vegetativen Pflanzen und Pflanzen mit normalen Blütenständen — gebildet.

Der für die Blütenbildung ebenfalls unerläßliche Kurztag (KT) konnte in keinem Fall durch Gibb. vollkommen ersetzt werden; jedoch wurde unter gewissen Umständen eine unzureichende KT-Behandlung durch zusätzliches Gibb. in ihrer Wirkung verstärkt.

Hatten die Versuchspflanzen schon durch die photoperiodische Behandlung einen maximalen Blühimpuls erhalten, so machte sich eine zusätzliche Gibb.-Gabe nicht oder kaum bemerkbar. Auch bei großen Gibb.-Mengen wurde niemals ein negativer Einfluß auf die Blütenbildung beobachtet. Ebenso wurde für die Langtag- und Kurztagwirkung niemals eine Hemmwirkung in bezug auf die Blütenbildung gefunden.

*Br. daigremontianum* wird erst im 2. Jahr nach der Aussaat der Brutknospen blühreif; durch Gibb. konnte aber die Blühreife schon bei 3 Monate alten Pflanzen erreicht werden. In diesem Fall ging die Wirkung des Gibb. über die des Langtages hinaus. Das gleiche konnte auch rein photoperiodisch durch den Wechsel Kurztag → Langtag bewirkt werden.

Bei *Br. crenatum* konnte sogar im Langtag durch Gibb. Blütenbildung ausgelöst werden, jedoch nur dann, wenn die Pflanzen erst vor fünf oder weniger Tagen aus dem Kurztag gekommen waren. Diese Umstellung allein hatte niemals blühauslösend gewirkt.

Versuche an Pflanzen mit reduzierter Blattzahl, bei denen einzelne Blätter der gleichen Pflanze LT, KT und Gibb. erhielten, ergaben, daß für die Blütenbildung immer nur das letzte Blatt vor dem Vegetationspunkt verantwortlich war, und zwar mußte dieses Blatt entweder den Wechsel Langtag → Kurztag oder Kurztag und Gibb. erhalten, damit

Blüten ausgebildet wurden. Erhielten Langtagexemplare von *Br. crenatum* bei starker Reduktion der Blattzahl gleichzeitig Gibb., so bildeten sie auch ohne Kurztagbehandlung vegetative Inflorescenzen (ohne jede Blütenanlagen) aus.

Schlüsse über den inneren Ablauf der Blütenbildung, die sich aus den Versuchen an den 3 *Bryophyllum*-Arten ziehen lassen, werden in der Besprechung erörtert.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. Harder, danke ich für das Thema und für die Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit, Herrn Dr. R. Bünsow für wertvolle Anregungen, Hinweise und Kritik.

## Literatur

Brian, P. W.: Role of gibberellin-like hormones in regulation of plant growth and flowering. Nature (Lond.) **181**, 1122—1123 (1958).

Bünsow, R., u. K. v. Bredow: Wirkung von Licht und Gibberellin auf die Samenkeimung der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*. Biol. Zbl. **77**, 132—141 (1958).

Bünsow, R., u. R. Harder: Blütenbildung von *Bryophyllum* durch Gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 479—480 (1956a).

Bünsow, R., u. R. Harder: Blütenbildung von *Lampsana* durch Gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 527 (1956b).

Bünsow, R., u. R. Harder: Blütenbildung von *Adonis* und *Rudbeckia* durch Gibberellin. Naturwissenschaften **44**, 453—454 (1957).

Bünsow, R., J. Penner u. R. Harder: Blütenbildung bei *Bryophyllum* durch Extrakt aus Bohnensamen. Naturwissenschaften **45**, 46—47 (1958).

Dostal, R.: K otazce květních hormonci. Sborn. Českol. Akad. Zem. **22** (2), 241—247 (1950a).

Dostal, R.: Morfogenetické pokusy s *Bryophyllum verticillatum*. Acta Acad. Sci. Nat. Moravosiles. **22**, 57—98 (1950b).

Harder, R., u. R. Bünsow: Einfluß des Gibberellins auf die Blütenbildung bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Naturwissenschaften **43**, 544 (1956).

Harder, R., u. R. Bünsow: Zusammenwirken von Gibberellin mit photoperiodisch bedingten blühfördernden und blühhemmenden Vorgängen bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Naturwissenschaften **44**, 454 (1957).

Harder, R., u. R. Bünsow: Über die Wirkung von Gibberellin auf Entwicklung und Blütenbildung der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta (Berl.) **51**, 201—222 (1958).

Harder, R., M. Westphal u. G. Behrens: Hemmwirkung der Inflorescenzbildung durch Langtag bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta (Berl.) **36**, 424—438 (1949).

Harder, R., H. v. Witsch u. O. Bode: Über die Erzeugung einseitig und allseitig verlaubter Infloreszenzen durch photoperiodische Behandlung von Laubblättern. Jb. wiss. Bot. **90**, 546—591 (1942).

Lang, A.: Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 284—285 (1956a).

Lang, A.: Gibberellin and flower formation. Naturwissenschaften **43**, 544 (1956b).

Lang, A.: The effect of gibberellin upon flower formation. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **43**, 709—717 (1957).

LONA, F.: Osservatione orientative circa l'effetto dell'acido gibberellico sullo sviluppo riproduttivo di alcune longhidiurne e brevidiurne. Ateneo parmense **27**, 867 (1956).

PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue T-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

RESENDE, F.: Acerca do impulso floral em plantas de dia „longo-curto" e plantas de dia „curto-longo". Rev. Fac. Ci. Lissb. **3**, 447 (1953).

RESENDE, F.: Acerca do comortamento de *Bryophyllum daigremontianum* (PDLC) vivendo permanente em condisioes fotoperiodicas de 14 h luz e 12 h de escuridao. Rev. Biol. **1**, 28—40 (1956a).

RESENDE, F.: *Kalanchoë rotundifolia* (PDLC) florescendo em permanente DC pela accao de auxina (IAA). Rev. Biol. **1**, 63—67 (1956b).

RESENDE, F., and M. VIANA: Some effects of synthetic auxins and antiauxins on the floral state. Bol. Soc. port. Cien. natur. **4**, 74—78 (1952).

SACHS, R. M.: Dual day length requirements for floral initiation. In: Photoperiodism and related phenomena, p. 315—320. Washington 1959.

STODOLA, F. H.: Source Book on Gibberellin 1928—1957. Peoria 1958.

STOWE, B. B., and T. YAMAKI: Gibberellins: stimulants of plant growth. Science **129**, 807—816 (1959).

WITTWER, S. H., and M. J. BUKOVAC: Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. Science **126**, 30—31 (1957a).

WITTWER, S. H., and M. J. BUKOVAC: Some effects of gibberellin on flowering and fruit setting. Plant Physiol. **32**, 39—41 (1957b).

Dr. J. PENNER,
Kiel-Wik, Bremerskamp 55

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

## Lebenslauf

Ich, Jürgen Penner, wurde am 26. Februar 1932 in Danzig geboren. Seit 1947 wohne ich in Kiel, und dort legte ich auch im März 1953 an der Hebbelschule das Abitur ab. Danach folgte das Studium der Biologie, Chemie und Physik an der Universität in Kiel und ab Herbst 1955 an der Georg-August-Universität in Göttingen. Meine akademischen Lehrer waren in Kiel: Prof. Dr. F. Overbeck, Prof. Dr. A. Remane, in Göttingen: Prof. Dr. R. Harder, Prof. Dr. F. Firbas, Prof. Dr. H. Piepho und Prof. Dr. A. Rippel-Baldes. Im November 1958 bestand ich in Göttingen das Staatsexamen für das Höhere Lehramt.